

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Zur Funktion der Hydathoden von Saxifraga

Schmidt, Herta

Innsbruck, 1930

I. Die Guttation, ohne Berücksichtigung des mineralischen Gehaltes des Exkretes

tion und anderen Vorgängen im Pflanzenkörper eine Stellungnahme zu Lepeschkins (9) Ansicht, die Hydathoden seien weniger durch ihre Notwendigkeit, als durch Erblichkeit bedingt, erlauben wird.

Die Annahme Haberlandts (7), dass die Hydathoden bei gesteigertem Wurzeldrucke und gehemmter Transpiration eine Infiltration der Mesophyllinterzellularen verhüten, machte Lepeschkin durch seine Versuche sehr unwahrscheinlich; denn eine selbst tagelang andauernde Füllung der Zwischenzellräume mit Wasser schädigte den pflanzlichen Organismus nicht. Bemerkenswert ist auch sein Hinweis darauf, dass eine längere Infiltration unter natürlichen Bedingungen nicht vorkommt; ja sich bei einigen Pflanzen, unter denen auch Saxifraga aizoon genannt ist, nicht einmal Experimentell hervorrufen lässt.

Ohne auf diese Dinge näher einzugehen, sei auf andere Ansichten über die Bedeutung der Hydathoden für den pflanzlichen Organismus nur kurz hingewiesen:

Nach Haberlandts (7) Meinung ermöglicht "der"Hydathodenstrom" bei aufgehobener Transpiration eine Ausgiebige Wasserdurchströmung der Pflanze und damit ihre Versorgung mit mineralischer Nahrung. Dagegen sieht Stahl (18) den Wert der Guttation in der mit ihr verbundenen Ausscheidung fester, für den Pflanzenkörper schädlicher Stoffe.

I.

Die Guttation, ohne Berücksichtigung des mineralischen Gehaltes des Exkretes.

A.

Die Wasserausscheidung in ihrer Beziehung zum Entwicklungs-

gange der Pflanze, des Blattes und der Hydathoden.

Das Wesentliche über die Anatomie der Hydathoden von *Saxifraga* findet man bereits bei ~~Waldner~~ (22) neuerer Untersuchungen liegen von Neumann-Reichardt (14) und Kurt vor, dessen Arbeit mir nur aus einem Vortrage, gehalten am 25. V. 1928 in der Zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien bekannt ist.

Es handelt sich um Epithemhydathoden, am Ende eines oder mehrerer Leithündel gelegen und von einer gerbstoffführenden Scheide umschlossen. Die Tracheiden reichen in auffallend geringem Masse in das Epithem hinein, das einen in sich geschlossenen Körper von ovaler Form darstellt, Zwischen den einzelnen Zellen finden sich nur winzige Interzellularen, die meist erst ~~einem~~ Mikrotomschnitten sichtbar werden.

Eher an eine experimentelle Untersuchung der Hydathodenfunktion herangegangen werden konnte, war es nötig, den Vorgang der Guttation rein erscheinungsmässig unter Bedingungen, die den natürlichen Verhältnissen möglichst angeglichen waren, bei den einzelnen zu Versuchszwecken herangezogenen *Saxifraga*arten kennen zu lernen.

Zu diesem Zwecke wurden Topfpflanzen benutzt:

von kalkabscheidenden *Saxifragen*:

Saxifraga aizoon Jacq.

Saxifraga mutata L.

von kalkabscheidenden:

Saxifraga stellaris L.

Saxifraga rotundifolia L.

Die ebenfalls in Kultur genommene

Saxifraga aizoides L.

nimmt eine Mittelstellung zwischen beiden Gruppen ein. Sie weist am natürlichen Standorte häufig geringe Kalkabscheidung auf, ebenso ob aber bleibt sie frei von jedem sichtbaren mineralischen Exkret.

Die verwendete Erde war ein Gemisch von Torfmuß und Kompost-erde zu gleichen Teilen, reichlich mit Kalk- und Schieferschotter durchsetzt. Die Pflanzen stammten sowohl von ausgesprochenen Kalkfels, als auch von Urgesteinsboden der näheren Umgebung Innsbrucks. Einen auffallenden Unterschied im Ausscheidungsmodus dieser beiden Gruppen konnte nicht festgestellt werden. Da es mir um einen ersten Überblick über die Hydathodenfunktion bei *Saxifraga* zu tun war, mußte die Frage offen bleiben, ob und wie weit sich die Exkretionsorgane an die Standortverhältnisse durch geringfügige Abänderungen ihrer Tätigkeit anpassen.

Da sich die Versuche auf zwei Jahre erstreckten, vom Herbst 1927 bis zum Sommer 1929, überwinterten die Pflanzen im Versuchsgarten unter der natürlichen Schneedecke und standen von Ende Februar bis Ende Oktober in einem nach Norden gelegenen Gewächshause des Institutes (Nordhaus). Zur Kontrolle blieb ein Teil der Töpfe auch während des Sommers im Garten, zeigte aber den Gewächshauspflanzen gegenüber kein abweichendes Verhalten.

Verfolgt man die Guttationstätigkeit dieser Topfpflanzen im Verlaufe ihres jährlichen Entwicklungsganges, so läßt sich eine deutliche Beziehung feststellen. Die folgenden Angaben beziehen sich in erster Linie auf *S. aizoon* u. *mutata*, bei den anderen untersuchten Arten ist die jährliche Periode weniger klar ausgeprägt:

Kurz vor Beginn der Blütezeit im Mai und Juni erreicht die Ausscheidung von Flüssigkeit ihren Höhepunkt, dauert während der An-

lagen der Blütenknospen ungemindert fort, hört aber mit dem schnellen Emportreiben des Blütenstieles fast gänzlich auf. Ähnliches wurde schon von Volkens (21) bei *Calla palustris* beobachtet.

Nach der Fruchtbildung sterben die Blattrosetten von *S. mutata* und *S. Aizoon* ab, ohne dass die Hydathoden ^{wieder} zur Tätigkeit gelangt wären. Bilden sich aber im Mittelpunkte der Mutterrosette eine ganze Anzahl junger Individuen, wie es bei *S. Aizoon* meist der Fall ist, so nehmen diese die Exkretion sofort in lebhaftester Masse auf. Bei noch nicht blühreifen Pflanzen wird eine Hemmung der Guttation erst später bemerkbar, bei einzelnen erst im Oktober.

Bis zum Januar, ruhen die Hydathoden und sind in dieser Zeit auch im Thermostaten bei 18° - 22° und Dauerbelichtung nicht zur Wasserabgabe zu veranlassen. Selbst im kalten Winter 1928/29 begannen die Topfpflanzen bereits Ende Januar zu exzernieren; allerdings wurde das Gewächshaus durch Heizung nachts frostfrei gehalten und hatte tagsüber häufig Temperaturen bis zu 15° .

Auch im Zeitabschnitte regster Hydathodentätigkeit ist die Guttation nicht zu jeder Stunde des Tages gleichmässig stark. Um vergleichbare Werte zu erhalten, bediente ich mich folgender Methode:

Das Exkret einer Pflanze wurde mit einer überall möglichst gleich weiten Kapillare abgesaugt, gemessen und dies nach $2\frac{1}{2}$ Stunden wiederholt, einer Zeit, die zur Bildung eines neuen, gut fassbaren Tropfens eben ausreicht, Vor und während des Versuches war der Boden durch Einstellen der Töpfe in Wasser~~schalen~~ gleichmässig durchfeuchtet.

Die Messung der flüssigen Ausscheidung wurde nur bei *S. Aizoon* ausgeführt. Die nahezu aufrechte Stellung der Blätter, an denen die Tropfen über dem seitlichen Rand hinaustreten, macht die Ausbreitung

des Exkretes auf der Blattoberfläche, wie es z.B. bei *S. mutata* der Fall ist, unmöglich. Auch bei *S. stellaris* und *S. rotundifolia* gelang ein restloses Absaugen nicht, da die rauhe unebene Blattoberhaut stets Flüssigkeitsteilchen zurückhält.

In Abb. 1 ist der Exkretionsverlauf bei drei verschiedenen Pflanzen dargestellt, die im Nordhause dem natürlichen Wechsel von Tag und Nacht ausgesetzt waren. Die Versuche liegen vom 1. V. morgens - bis 3. V. abends. Während dieser Zeit schwankte die Temperatur zwischen 13.5° und 21° , die rel. Feuchtigkeit der Luft zwischen 79 % und 94 %. Die Menge der ausgeschiedenen Flüssigkeit in Millimetern der Messkappillare ist auf den Ordinaten abgetragen, auf der Abszisse die Zeit.

Das Maximum der Exkretion fällt stets in die Stunden zwischen 23 Uhr und 5 Uhr. Hier liegt allerdings auch das Minimum des Sättigungsdefizites der Luft (S.D.) dargestellt durch die obere überhöhte Kurve von Abbildung 1. Es wurde errechnet aus der jeweiligen Temperatur und dem rel. Feuchtigkeitsgehalte der Luft, abgelesen an einem Lamprecht'schen Polymeter, das vor und nach Versuch mit Hilfe des Taupunktzeigers korrigiert wurde.

Das starke Zunehmen des Exkretes in den genannten Stunden lässt sich jedoch nicht restlos aus einer, manchmal sogar sehr geringfügigen, Senkung des D.S. erklären. Wie aus dem beigefügten Kurven hervorgeht, ist die Guttation tagsüber selbst bei feuchtem, kühlem Wetter sehr schwach, in der Regel bleibt sie ganz aus. Nachts tritt stets eine weit grössere Anzahl der Hydathoden in Tätigkeit, die Tropfenbildung erfolgt im rascheren Tempo. Auf die Frage, wie der Einfluss der nächtlichen Dunkelheit zu werten ist, soll bei Besprechung späterer Versuche zurückgekommen werden.

Die in den Kurven von Abb. 1 zum Ausdruck kommende Abnahme der Exkretion in aufeinanderfolgenden Tagen wird noch sehr viel deutlicher, wenn die Pflanzen bei konstanten Aussenbedingungen: Licht, Temperatur, S.D., exzernieren. Wie aus den Kurven von Abb. 2 S. 13 ersichtlich ist. Sie ist ebenso unerklärlich, wie die folgenden Erscheinung:

Neben der jährlichen und täglichen Periodizität der Guttation machen sich noch ganz unberechenbare Schwankungen bemerkbar. Sonst gut arbeitende Pflanzen sind plötzlich selbst unter den optimalen Bedingungen eines dunstgesättigten Raumes nicht zur Ausscheidung von Flüssigkeit zu bewegen. Dieser Zustand hält in der Regel 3 bis 5 Tage an, kann sich aber auch auf 3 Wochen ausdehnen und wiederholt sich bei manchen Individuen häufig, bei anderen selten. Eine genaue Dauerbeobachtung dieser Erscheinung ist leider nicht möglich, da ein längerer Aufenthalt der Pflanze in gespannter Atmosphäre und ein ständig feuchter Boden störend auf die Funktionen ihres Organismus einwirken und Unregelmässigkeiten im Exkretionsvorgange hervorrufen.

Die exzernierte Flüssigkeit ist ~~da~~ nicht das Produkt der Tätigkeit sämtlicher Hydathoden eines Individuums. Auch bei den exkretionstüchtigsten Pflanzen von *S. Aizoon* und *S. mutata* beteiligen sich nur die jüngeren Blätter an der Guttation, auch diese niemals mit allen Hydathoden. Nahezu die Hälfte der Blätter ist ausser Tätigkeit. Die Arbeitsperiode eines Blattes von *S. Aizoon* umfasst 3 - 3 1/2 Monate. Allerdings ist damit zu rechnen, dass Topfpflanzen im Gewächshause raschwüchsiger sind, als im Freiland.

Bei *S. aizoides*, ~~und~~ *S. stellaris* und *S. rotundifolia* versai-

gen dagegen nur einige wenige Blätter, die ältesten.

Auch die Anzahl der an einem Blatte tätigen Hydathoden ist begrenzt und ihre Verteilung ist, wie ein Vergleich von Blättern verschiedenen Alters lehrt, eine auffallend gesetzmässige.

Die Hydathoden arbeiten nur in einem bestimmten Entwicklungszustande. Sind sie eine zeitlang in Tätigkeit gewesen, so stellen sie die Exkretion endgültig ein und jüngere in der Wachstumszone des Blattes neu entstehende übernehmen die Abscheidung des Exkretes.

Diese Verhältnisse sind in Tab. 1 dargestellt. Durch die dreimalige Aufnahme des sich bietenden Bildes einer unter *feuchter* Glocke im diffusen Tageslicht guttierenden Pflanze von *S. Aizoon*. Nach Verlauf gleicher Zeitspannen wurden die Tropfen mit *Filterpapier* abgezogen, das Versuchsobjekt vor dem erneuten Einstellen in den *D* dunstgesättigten Raum an der Luft getrocknet. Die guttierenden Blätter der Rosette sind nach zunehmendem Alter in aufsteigender Reihenfolge nummeriert, Lage und Zahl der Hydathoden durch Punkte wiedergegeben, tätige Hydathoden mit + bezeichnet.

Die Ursache für das Einstellen der Tätigkeit mit zunehmenden Alter bei früher gut arbeitenden Hydathoden ist nicht in einer rein mechanischen Verstopfung der Wasserspalten durch das ausgeschiedene Kalkschüppchen zu suchen. Denn auch nach seiner Entfernung, die sich leicht ohne eine Schädigung der Gewebe durch seitliches Abheben mittels einer *Böste* bewerkstelligen lässt, erfolgt keine Exkretion.

Die Möglichkeit durch eine Ausschaltung der tätigen Hydathoden bereits ruhende wieder zur Guttation zu bringen, lässt sich leider nicht verwirklichen, da ein künstlicher Verschluss der exkretierenden Ausscheidungsorgane sich bei dem herrschenden hohen

Exkretionsdrucke nicht erzielen lässt. Wie Lepeschkin (9) machte auch ich mit den verschiedensten Verschlussmitteln nur ergebnislose Versuche z.B. mit Vaseline, Paraffin, Erd- und Kakoawachs, Kollodium u.a.m.

Dagegen gelingt es durch Abtrennen sämtlicher exkretionsfähiger Blätter (ich verstehe darunter solche, denen in Anbetracht ihres Alters Guttation noch möglich ist, ohne dass sie, was nach dem vorhergehenden Abschnitten verständlich ist, tatsächlich jederheit zur Ausscheidung von Flüssigkeit veranlasst werden können.) und ∇ Verschluss der Wundstellen, einige wenige Blätter, die bereits ihre Tätigkeit abgeschossen hatten, wieder zur Exkretion zu veranlassen. Die Zahl der unter diesen Umständen arbeitenden Hydathoden ist allerdings eine sehr geringe. | Es wäre auch daran zu denken, die Funktionslosigkeit Hydathoden älterer Blätter durch Verstopfung der zuführenden Gefäße zu deuten, wie Nestler (72) annimmt, obwohl er sie bei seinen mikroskopischen Untersuchungen nicht nachweisen konnte. Auch ich fand zwischen alten und jungen Hydathoden keinen histologischen Unterschied. Allerdings muss man berücksichtigen, dass die Hydathoden auch durch im Interzellularsystem des Epithems auftretende Änderungen zur Exkretion unfähig gemacht werden könnten, und solche Störungen sind bei der schon erwähnten Kleinheit der Interzellularen an Handschnitten nicht zu erkennen. Auf eine nähere Untersuchung der Sachlage an Mikrotomschnitten wurde verzichtet, da auch ein tatsächlich nachgewiesener Verschluss der Leitelemente oder Interzellularen eine Folge der mangelhaften Wasserdurchströmung ausgewachsener Blätter auf Kosten der sich entfaltenden sein kann, ohne die Ursache für die Untätigkeit der guttierenden Organe zu bilden.

Zusammenfassend lässt sich auf Grund der Beobachtung der Guttation an Topfpflanzen verschiedener Saxifragarten sagen: Die Hydathoden sind nur in einem bestimmten Entwicklungszustand der Pflanze, des Blattes und ihrer selbst tätig.

Dies lässt sich mit der Auffassung der Exkretionsorgane als ein einfaches Loch kaum vereinigen, spricht dagegen für eine gewisse aktive Beteiligung der Hydathoden am Ausscheidungsvorgang.

B.

Die Einwirkung der Aussenfaktoren auf die Wasserabscheidung.

Unter Berücksichtigung der im vorigen Kapitel dargelegten weitgehenden Verschiedenheit der Gesamtexkretion, der Exkretion eines Blattes und der Exkretion der einzelnen Hydathode, die inneren Veränderungen entspringt, wurde nun der Einfluss der Aussenbedingungen auf die Guttation untersucht,

Bei den folgenden Experimenten wurde darauf Wert gelegt, stets Pflanzen zu verwenden, die die gleiche Vorbehandlung erfahren hatten, sodass der Zustand des Organismus, soweit er von äusseren Einflüssen abhängig ist, der gleiche war.

1.) Sättigungsdefizit der Luft.

Abhängigkeit der
Die tropfenförmigen Abscheidung einer Flüssigkeit vom S.D.

im umgebenden Raume folgt schon aus rein physikalischen Gründen. Diese Beziehung ist aus Tabelle 2 für die Guttation von Topfpflanzen von S. Aizoon und S. mutata zu ersehen. Die Zeit, die bei wachsenden S.D. zur Ausscheidung einer eben sichtbaren Flüssigkeitsspur nötig

ist, wurde in Minuten angegeben; Bodenfeuchtigkeit und Licht waren dabei konstant. Die mit einem Striche versehenen Felder von Tab. 2. besagen, dass die betreffende Pflanze im Verlaufe von 8 Stunden unter den angegebenen Verhältnisse nicht guttierte.

Trotz der grossen individuellen Schwankungen (man beachte Nr. 3 am 7.V. und erinnere sich an den früher erwähnten plötzlich eintretenden Stillstand der Guttation) ist eine deutliche Verzögerung der Exkretion bei zunehmenden S.D. wahrnehmbar. Erreicht es den Wert von ca. 3 mm, so hört jede Flüssigkeitsabscheidung auf. Es ist nicht möglich, das Ausbleiben der Guttation bei diesem S.D. auf eine sofortige Verdunstung etwa auftretender Exkrettropfen zurückzuführen, denn wie ich mich überzeugte, verdampfen winzige Exkrettröpfchen, auf paraffiniertes Papier gebracht bei einem S.D. von ca. 3 mm erst innerhalb von 6 Minuten, die Kontrolle erfolgte dagegen aller 2 bis 3 Minuten. Ausserdem sind die Feuchtigkeitsverhältnisse im engen Raume zwischen den dicht gedrängten Blättern sicher günstiger, als in der umgebenden, der Messung zugänglichen Luft.

Da eine Prüfung der übrigen Aussenfaktoren : Licht, Dunkelheit, Temperatur, ~~statt~~ bei konstantem S.D. stattfinden musste, soll der Einfluss dauernder grosser Luftfeuchtigkeit mit einigen Worten gestreift werden. Denn nur im abgeschlossenen Raume unter einer Glocke ist ein wirklich konstantes S.D. erzielbar, nämlich dann, wenn infolge der Transpiration der Versuchspflanzen und der Verdunstung der zur Bodendurchfeuchtung unumgänglich notwendigen Wasserstrahlen, sein Wert auf nahezu Null Millimeter gesunken ist.

Im dunstgesättigtem Raume ist der Exkretionsverlauf ein wesentlich anderer, als der in Abbildung 1 dargestellte. Nach Verlauf der ersten $2 \frac{1}{2}$ Stunden, die den raschen Abfall des S.D. bringen, ist das Maximum erreicht; je nach Versuchsbeginn kann es auf jede beliebige Tages- oder Nachtzeit fallen. Dann vermindert sich die Menge des Exkretes ständig, aber nicht gleichmässig, sondern durch kurze Perioden, lebhafterer Tätigkeit unterbrochen; von einer Tagesrhythmik keine Spur mehr. Eine graphische Darstellung des Vorganges folgt später (Abb. 2, S. 13), wo sie zur Vergleichszwecken herangezogen werden soll.

2.) Licht und Dunkel.

Sieht man von der durch längeren Aufenthalt im feuchten Raume bedingten Änderung im Exkretionsverlaufe ab, so lässt sich sowohl bei konstanter Dunkelheit, als auch bei Dauerbelichtung durch Tage hindurch Guttation beobachten. Doch ist sie vermindert im Vergleiche zur Exkretion bei normalen Wechsel von Tag und Nacht. Besonders auffallend ist die Hemmung im Dunkeln; viele Pflanzen stellen Ihre Tätigkeit ein, nehmen sie aber ans Tageslicht zurückgebracht, nach kurzer Zeit wieder auf. Dass in den Mitternachtsstunden liegenden Maximum der Guttation im Lichtwechsel des Tages kann also keinesfalls dem Einflusse des nächtlichen Lichtmangels zugeschrieben werden.

Die angeführten Tatsachen ergaben sich aus Versuchen, die im Raume für konstante Temperatur ausgeführt wurden. Er ist verdunkelt und liegt im Kellergeschosse des Institutes nach Norden zu. Die Temperaturen schwanken hier tagsüber um ein halb bis 1° , was

was sich unter den feuchten Glocken kaum bemerkbar machte. Die Bodentemperatur der Töpfe wies nahezu die gleichen Werte auf, nur waren sie noch beständiger. Die relative Feuchtigkeit der Luft erreichte innerhalb der Glocken wohl 100 %, die Polymeter zeigten 96 % bis 98 % an.

Die Kurven von Abbildung 2 geben ein Bild vom Exkretionsverlaufe im Lichtwechsel des Tages, bei Dauerbelichtung und konstanter Dunkelheit. Die auf den Koordinaten aufgetragenen Werte wurden in gleicher Weise gewonnen, wie bei Abbildung 1 beschrieben. Kann man mit dieser Methode auch keine quantitativ absolut gültigen Ergebnisse erwarten, so liefert sie doch anschauliches Vergleichsmaterial.

In qualitativer Hinsicht stimmen die Kurven weitgehend überein, in quantitativer bleiben künstlich belichtete und Dunkelpflanzen weit hinter den Tageslichtpflanzen zurück. Worauf das Übergewicht der Tageslichtkurve zurückzuführen ist, bleibt unklar, weist aber auf eine Beziehung zwischen Stoffwechsel und Guttation hin; denn unter den unnatürlichen Bedingungen dauernder Dunkelheit oder ungenügender andersartiger Belichtung muss der Organismus notwendigerweise leiden.

Auffällig ist wiederum die Abnahme der Exkretion an aufeinanderfolgenden Tagen, auf die schon bei Besprechung von Abb. 1 aufmerksam gemacht wurde, für deren Deutung eine genaue Kenntnis der gesamten Lebensvorgänge unter den angegebenen Versuchsbedingungen notwendig wäre.

Ebenso unerklärlich ist die bemerkenswerte Tatsache, dass die Ausscheidungstätigkeit bisweilen stundenlang völlig ruht, und später ohne die geringste Veränderung der Aussenbedingungen von

selbst wieder einsetzt.

3.) Temperatur .

Sehr gering ist die Einwirkung der Temperatur auf den vitalen Vorgang der Exkretion; ihr bedeutender Einfluss auf das Zustandekommen eines günstigen S.D. ist selbstverständlich. Nach Nestler(13) guttiert *Tropaeolum maius* zu jeder Tageszeit noch bei $3,5^{\circ}$ und 97%- 98 % relativer Feuchtigkeit der Luft. Ungehemmte Exkretion beobachtete ich an *S.stellarés* und *S.Aizoon* noch bei 8° Temperaturen von $30 - 35^{\circ}$ bei konstanten S.D. fördertensienicht augenfällig, sowohl im Thermostaten in dauernder Dunkelheit oder ständiger Belichtung, als auch im nach Süden gelegenen Gewächshause des Institutes im Tageslichte. Eine quantitative Erfassung der ausgeschiedenen Flüssigkeit mit Hilfe von Messkapillaren unterblieb, da die starke Kondenswasserbildung bei hohen Temperaturen zu fehlerhaften Werten führen musste.

II.

Die Abscheidung mineralischer Substanz .

A.

Der Exkretionsvorgang bei Topfpflanzen.

Eine von der Besprechung der Guttation gesonderte Behandlung der Exkretion fester Stoffe erwies sich als notwendig, da eine starke Ausscheidung mineralischer Substanz durchaus nicht immer mit lebhafter Wasserabgabe parallel läuft, wies sich an Topfpflanzen von *S.mutata* und *S. Aizoon* zeigen liess, die unter der feuchten Glocke grosse Mengen von Flüssigkeit absonderten, ohne dass ein sichtbarer